

Recherches sur la résistance des sols aux maladies. XV. Comparaison des populations de *Pseudomonas* fluorescents dans un sol résistant et un sol sensible aux fusarioses vasculaires

Philippe LEMANCEAU, Régine SAMSON (*), Claude ALABOUVETTE (**)

E.N.I.T.H., 2, rue Le Nôtre, F 49045 Angers Cedex

() I.N.R.A., Station de Pathologie végétale et de phytobactériologie, Centre de Recherches d'Angers, route de St-Clément, Beaucouzé, F 49000 Angers*

*(**) I.N.R.A., Station de Recherches sur la Flore pathogène dans le sol, 17, rue Sully, F 21024 Dijon Cedex*

RÉSUMÉ

Dans un article précédent, nous avons montré que la compétition pour le fer joue un rôle dans le mécanisme de résistance des sols de Chateaugrain. L'objet de cet article est donc d'apprécier la participation des *Pseudomonas* fluorescents à cette compétition.

Les populations de *Pseudomonas* fluorescents du sol résistant de Chateaugrain et du sol sensible de Carquefou sont comparées pour leur densité dans la terre adhérente (rhizoplan) ou non aux racines et pour leur aptitude à se développer en milieu carencé en fer. Les sols sont cultivés et maintenus à 3 valeurs différentes de potentiel hydrique : pF 1, pF 2,5 et pF 4.

Au sein de la microflore aérobie totale, la fréquence de *Pseudomonas* fluorescents est 7 à 8 fois plus faible dans le sol résistant que dans le sol sensible. L'effectif des populations bactériennes, plus élevé dans le rhizoplan que dans la terre, varie peu avec les valeurs de potentiel hydrique auxquelles sont maintenus les sols. Les souches de *Pseudomonas* fluorescents collectées lors des dénombrements bactériens sont cultivées en milieu succinate additionné de concentrations croissantes de 8-hydroxyquinoléine. Chaque souche est caractérisée par la concentration minimale inhibitrice (CMI) de ce ligand qui diminue la disponibilité en fer du milieu. Les populations du rhizoplan et des sols à pF 1 et pF 2,5 sont respectivement mieux adaptées à la carence en fer que celles de la terre sans racine et des sols à pF 4. Les populations de *Pseudomonas* du sol résistant sont par ailleurs significativement plus sensibles à la carence en fer que celles du sol sensible.

La participation des *Pseudomonas* fluorescents à la compétition pour le fer et donc au mécanisme de résistance des sols de Chateaugrain semble réduite. Ils sont en effet moins nombreux en valeur relative et moins aptes à croître en milieu carencé en fer que ceux du sol sensible de Carquefou.

Mots clés additionnels : *Fer, 8-hydroxyquinoléine, compétition nutritive, potentiel hydrique.*

SUMMARY

Studies on the disease suppressiveness of soils. XV. — Comparison of the fluorescent Pseudomonas population in a wilt-suppressive and a wilt-conducive soil.

In a previous paper, we showed that competition for iron plays a role in the mechanism of wilt suppressiveness of the soils from Chateaugrain. The aim of the present work was to test the role of fluorescent *Pseudomonas* in this competition. The bulk soil and rhizoplane populations of fluorescent *Pseudomonas* from a Chateaugrain suppressive soil and from a Carquefou conducive soil were compared in this respect and also for their ability to grow in a low iron-content medium. In addition, they were maintained at three different levels of hydric potential : pF 1, pF 2.5 and pF 4. The percentage of fluorescent *Pseudomonas* in the total aerobic microflora was 7 or 8 times lower in the suppressive soil than in the conducive soil. The size of the bacterial population, higher in the rhizoplane than in the bulk soil, depended on the soil matric potential. The strains of fluorescent *Pseudomonas* collected during bacterial counting were grown on a succinate medium containing increasing concentrations of 8-hydroxyquinoline. Each strain was characterized by its inhibitory minimal concentration (IMC) of this ligand, which decreases iron availability in the medium. The populations from the rhizoplane and from the soils maintained at pF 1 and pF 2.5 were better adapted to iron deficiency than those from the bulk soil and from the soils maintained at pF 4. The populations of fluorescent *Pseudomonas* from the suppressive soil were significantly more sensitive to iron deficiency than those from the conducive soil. The participation of fluorescent *Pseudomonas* in competition for iron and also in the suppressiveness of the Chateaugrain soils seems limited, in so far as their relative level and ability to grow in an iron-deficient medium was lower than those from the conducive soil of Carquefou.

Additional key words : *Iron, 8-hydroxyquinoline, competition for nutrients, matric potential.*

I. INTRODUCTION

Dans un article précédent (LEMANCEAU *et al.*, 1987) nous avons démontré que la compétition pour le fer est un des phénomènes qui conditionnent le niveau de réceptivité des sols aux fusarioses vasculaires. En effet, l'apport d'un ligand (EDDHA) à forte affinité pour le fer diminue la gravité de la maladie alors que l'apport de fer chélaté à EDTA augmente la gravité de la fusariose et ceci aussi bien dans le sol résistant de Chateaufou que dans le sol sensible de Carquefou. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus dans les sols de Salinas Valley par SCHER & BAKER (1982) qui attribuent aux populations de *Pseudomonas* fluorescents l'intense compétition pour le fer, responsable de la résistance de ces sols. Dans des conditions de pH élevé et de faible concentration en fer facilement extractible, les *Pseudomonas* fluorescents produisent des sidérophores, les pyoverdines, qui forment avec le fer ferrique (Fe III) des complexes stables (MEYER & ABDALLAH, 1978). L'affinité pour l'ion Fe III des pyoverdines étant supérieure à celle des fusarinines, sidérophores produits par les *Fusarium* (EMERY, 1965) ces derniers sont incapables de se procurer dans le milieu le fer indispensable à la germination des chlamydozoaires et à l'allongement des tubes germinatifs (SNEH *et al.*, 1984 ; ELAD & BAKER, 1985). SCHER & BAKER (1980, 1982) ont ainsi pu augmenter le niveau de résistance de certains sols, soit par apport de chélatés de synthèse, soit par introduction de *Pseudomonas* fluorescents.

Après avoir démontré précédemment en utilisant des chélatés de synthèse que la disponibilité en fer conditionne le niveau de réceptivité aux fusarioses du sol sensible de Carquefou et du sol résistant de Chateaufou, il est indispensable d'analyser les populations de *Pseudomonas* de ces deux sols. Les populations sont comparées à la fois sur le plan quantitatif et sur le plan qualitatif. Il est en effet démontré que l'intensité de la synthèse des sidérophores varie selon les souches de *Pseudomonas* fluorescents étudiées (LEMANCEAU & SAMSON, 1983) et que l'affinité pour le fer des sidérophores dépend de leur structure chimique (TEINTZE *et al.*, 1981 ; DEMANGE *et al.*, 1986 ; MEYER *et al.*, 1987). Il est donc utile de caractériser l'activité des populations de *Pseudomonas* fluorescents des sols résistant et sensible pour évaluer leur contribution au phénomène de compétition pour le fer et donc aux mécanismes de réceptivité des sols aux fusarioses vasculaires.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Sols et conditions expérimentales

Les caractéristiques des sols résistant de Chateaufou et sensible de Carquefou ont été présentées précédemment (LEMANCEAU *et al.*, 1988b). Le potentiel hydrique des sols étant un facteur écologique susceptible de modifier l'équilibre des populations bactériennes, toutes les expérimentations ont été réalisées dans des conditions d'humidité contrôlée. La figure 1 indique pour chacun des deux sols, la teneur pondérale en eau, exprimée en g d'eau par g de sol, correspondant

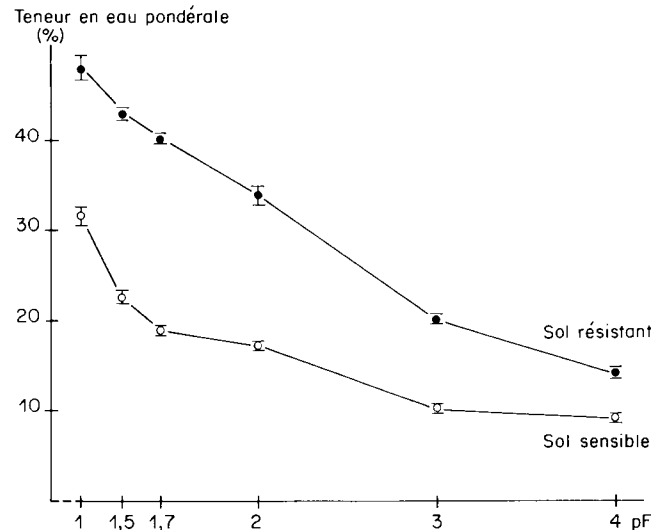


Figure 1

Potentiel hydrique et teneur en eau du sol résistant de Chateaufou et du sol sensible de Carquefou. Moyennes de 3 répétitions suivies de leurs écarts types (I).

Matric potential and water content of the suppressive soil from Chateaufou and of the conducive soil from Carquefou. Means of 3 replicates followed by their standard deviations (I).

à différentes valeurs de potentiel hydrique imposées par dépression entre pF 1 et pF 2 et par pression de pF 2,5 à pF 4.

Les sols sont répartis à raison de 500 ml par pot, 10 graines de lin, variété « Hera », sont semées et l'humidité est ajustée par pesée à la valeur correspondant à pF 2,5. Après l'émergence des plantules, l'humidité des sols est amenée aux potentiels pF 1, pF 2,5 et pF 4 selon les traitements, puis maintenue à ces valeurs par pesée journalière. La culture est réalisée pendant 4 semaines, en chambre climatisée, à une température de 25 °C le jour, 20 °C la nuit, et à une photopériode de 16 h.

B. Analyse des populations bactériennes

Les plantes étant arrachées, on analyse séparément un échantillon de terre sans racine et un échantillon de terre adhérente aux racines (rhizoplan). Les échantillons de terre ou de racines grossièrement nettoyés sont agités pendant 1 h dans une solution dispersante (OLIVIER & GUILLAUMES, 1976). Les dilutions successives de 10 en 10 sont effectuées dans l'eau stérile. La dessiccation à 105 °C de la suspension mère permet ensuite d'exprimer les résultats par le nombre de c.f.u. (« colony forming unit ») par g de terre sèche. Les étalements sont réalisés sur le milieu B de King (KING *et al.*, 1954) pour le dénombrement de la flore bactérienne aérobie « totale », sur le milieu B de King additionné de cristal violet (2 mg/l) pour le dénombrement des bactéries à réaction de Gram négative. Les colonies de *Pseudomonas* fluorescents sont dénombrées sous lumière ultra-violette ($\lambda = 366$ nm). Pour chaque traitement expérimental, on réalise 3 séries de suspension-dilution. Pour chacune d'elles, les étalements sont réalisés sur 4 boîtes de Petri, pour chaque milieu. La lecture est effectuée après 4 j d'incubation à 25 °C.

Afin d'apprécier qualitativement l'aptitude des populations de *Pseudomonas* à se développer en milieu carencé en fer, une collection comprenant respectivement 51 et 56 souches pour les sols résistant et sensible est constituée par isolement et purification de 8 à 10 colonies par traitement expérimental. Les différentes espèces et biovars de *Pseudomonas* sont déterminés selon les critères de PALLERONI (1984). L'aptitude des souches à se développer en milieu carencé en fer est déterminée par culture sur milieu succinate (MEYER & ABDALLAH, 1978) additionné de concentrations croissantes de 8-hydroxyquinoléine (2 à 128 ppm) ligand organique à forte affinité pour le fer (SCHIPPERS *et al.*, 1986 ; LEMANCEAU *et al.*, 1987). Les cultures sont réalisées en plaques de microtitration, 4 cupules sont ensemencées pour chaque concentration de ligand, la croissance bactérienne est mesurée par turbidité ($\lambda = 650$ nm) au lecteur automatique, 4 j après l'ensemencement. On détermine ainsi la concentration minimum de 8-hydroxyquinoléine qui inhibe la croissance des *Pseudomonas* (CMI). Les distributions des populations de *Pseudomonas* dans les différentes classes de CMI sont comparées par le test statistique 2 i (SOKAL & ROHLF, 1969).

III. RÉSULTATS

A. Niveau des populations bactériennes

La figure 2 présente l'ensemble des résultats relatifs aux densités des populations bactériennes totales, à réaction de Gram négative et *Pseudomonas* fluorescents déterminées dans le rhizoplan et la terre des sols résistant et sensible maintenues pendant 4 semaines à 3 valeurs différentes de potentiel hydrique. En ce qui concerne la densité de la population bactérienne totale il n'apparaît pas de différence marquée ni en fonction des sols, ni en fonction des valeurs de potentiel hydrique. Cependant, le niveau des populations bactériennes est toujours légèrement supérieur dans la terre adhérente aux racines. Les populations à réaction de Gram négative présentent les mêmes tendances que les populations totales. La densité des *Pseudomonas* fluorescents ne semble pas différente selon le potentiel hydrique des sols, mais elle est toujours plus importante dans la terre du rhizoplan. De plus, les *Pseudomonas* fluorescents semblent plus fréquents dans le sol sensible de Carquefou que dans le sol résistant de Chateaubert ; leur densité par rapport à la flore

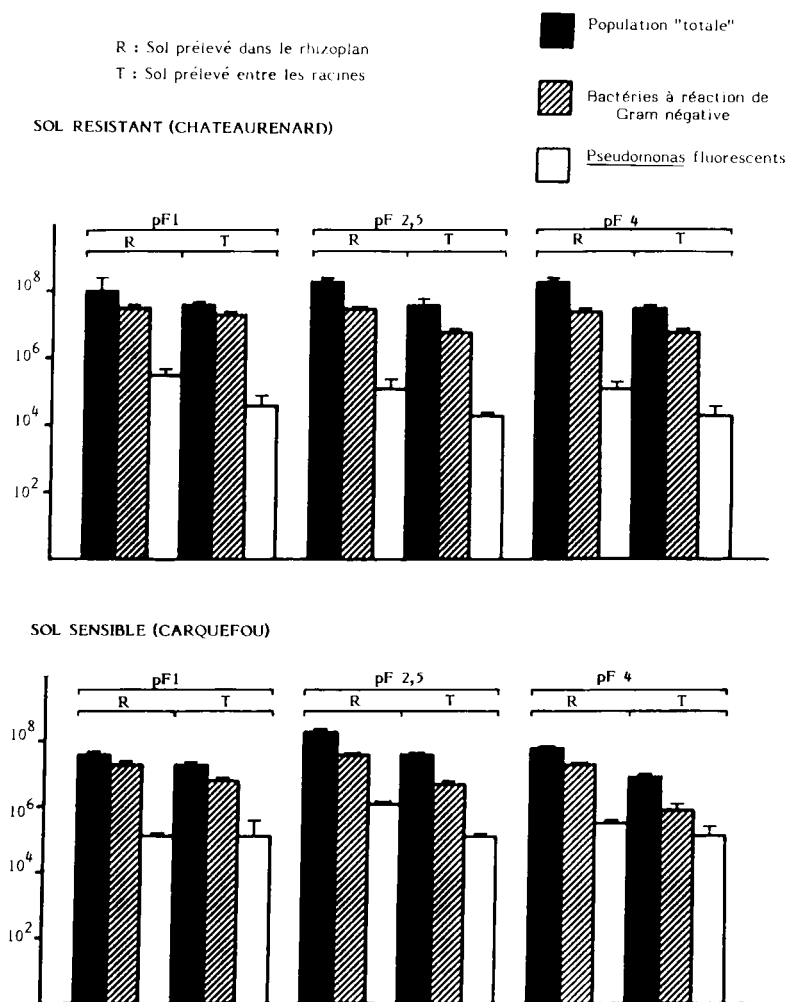


Figure 2

Densité des populations bactériennes du sol résistant (Chateaubert) et du sol sensible (Carquefou) maintenues à différentes valeurs de potentiel hydrique. (Même légende que figure 1).

Density of the bacterial populations of the suppressive soil (Chateaubert) and of the conducive soil (Carquefou) maintained at different levels of matrix potential. (Same legend as figure 1).

bactérienne totale y est en moyenne 7 à 8 fois supérieure.

B. Caractéristiques des populations de *Pseudomonas*

Les *Pseudomonas* fluorescents appartiennent aux espèces *P. putida* et *P. fluorescens*, cette espèce étant représentée par les biovars 2, 3 et surtout par le biovar 5 (tabl. 1). L'espèce *P. putida* est mieux représentée dans le sol sensible que dans le sol résistant.

TABLEAU 1

Composition des populations de *Pseudomonas fluorescens* du sol résistant de Chateaubernard et du sol sensible de Carquefou.

Composition of the populations of fluorescent *Pseudomonas* from the suppressive soil of Chateaubernard and from the conducive soil of Carquefou.

Sols	<i>Pseudomonas fluorescens</i>			<i>Pseudomonas putida</i>	Total
	Biovar 2	Biovar 3	Biovar 5		
Résistant (Chateaubernard)	10	35	29	26	100
Sensible (Carquefou)	—	6	53	42	100

La figure 3 indique pour chacun des sols, la répartition des souches de *Pseudomonas* dans chaque classe de concentration minimale inhibitrice (CMI) de 8-hydroxyquinoléine. Les populations de *Pseudomonas* isolées du sol résistant et du sol sensible présentent une distribution significativement différente au seuil de 0,1 p. 100. Les classes qui possèdent les effectifs les plus importants sont respectivement 8 et 32 ppm de 8-hydroxyquinoléine pour le sol résistant et le sol sensible. De plus, dans ce sol sensible, il existe des souches capables de se développer à la concentration de 128 ppm alors qu'en sol résistant aucune souche ne se développe au-delà de 32 ppm.

La figure 4 présente la distribution dans les différentes classes de CMI des populations de *Pseudomonas* isolées du rhizoplan du lin ou de la terre dépourvue de racine des sols résistant et sensible. Selon les sols, la plus grande sensibilité des populations du rhizoplan à la 8-hydroxyquinoléine est significative (sol de Chateaubernard, seuil 5 p. 100) ou non (sol de Carquefou).

La figure 5 montre l'influence du potentiel hydrique sur la distribution des populations de *Pseudomonas* en fonction de leur aptitude à se développer en milieu carencé en fer. Les différences enregistrées entre pF 1 et pF 2,5 sont peu (sol résistant) ou pas (sol sensible) significatives. Par contre, quel que soit le sol considéré, les populations isolées des sols maintenus à pF 4 sont très significativement (seuil 0,1 p. 100) plus sensibles à la 8-hydroxyquinoléine que celles des sols cultivés à pF 1 ou à pF 2,5. Ainsi pour le sol de Chateaubernard, les classes qui présentent l'effectif le plus important sont 8 ppm à pF 1 et pF 2,5 et 4 ppm à pF 4. Cette différence est encore plus marquée dans le sol de Carquefou : 32 ppm à pF 1 et pF 2,5 contre 8 ppm à pF 4.

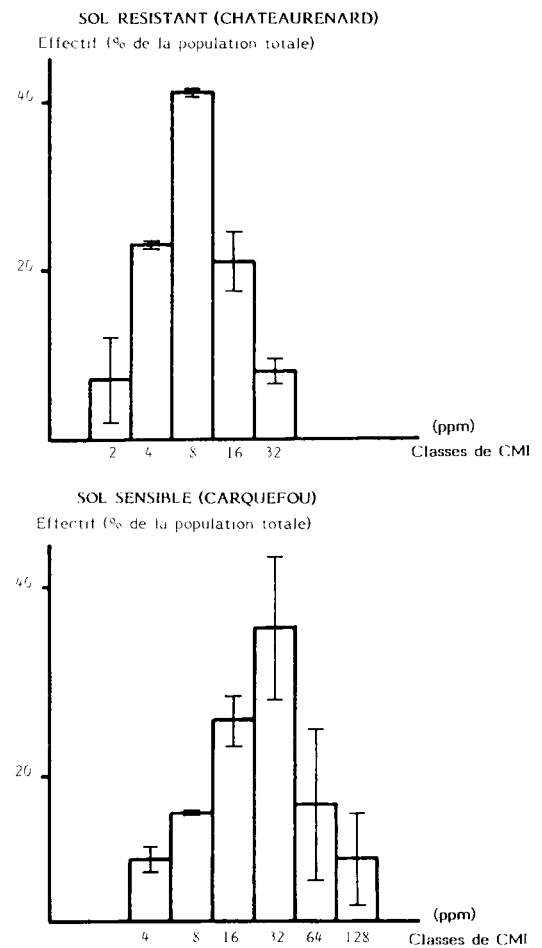


Figure 3

Distribution des populations de *Pseudomonas fluorescens* du sol résistant (Chateaubernard) et du sol sensible (Carquefou) selon leur sensibilité à la 8-hydroxyquinoléine. (Même légende que figure 1).

Distribution of the fluorescent *Pseudomonas* populations from the suppressive soil (Chateaubernard) and from the conducive soil (Carquefou) depending on their sensitivity to 8-hydroxyquinoline. (Same legend as figure 1).

IV. DISCUSSION

L'objectif de ce travail était de comparer les populations bactériennes du sol résistant de Chateaubernard et du sol sensible de Carquefou. Les résultats acquis indiquent que les densités des populations bactériennes totales et à Gram négatif sont analogues. Les techniques de suspension-dilution utilisées sont peu précises (LOPER *et al.*, 1984) et ne permettent pas de révéler tous les microorganismes du sol. Elles autorisent cependant les comparaisons entre traitements expérimentaux. Les résultats obtenus confirment d'ailleurs une observation classique (DOMMERMUES & MANGENOT, 1970) à savoir que les populations bactériennes sont plus abondantes dans la terre adhérente aux racines que dans la terre éloignée de la surface racinaire. Ces résultats démontrent par ailleurs que les *Pseudomonas* fluorescents sont plus abondants dans le sol sensible de Carquefou que dans le sol résistant de Chateaubernard. Ces indications sont difficiles à comparer à celles d'autres auteurs car les études prenant en considération l'ensemble de la population de *Pseudomonas* fluorescents sont rares (SANDS & ROVIRA, 1971 ; SAMSON *et al.*, 1987 ; XU & CROSS,

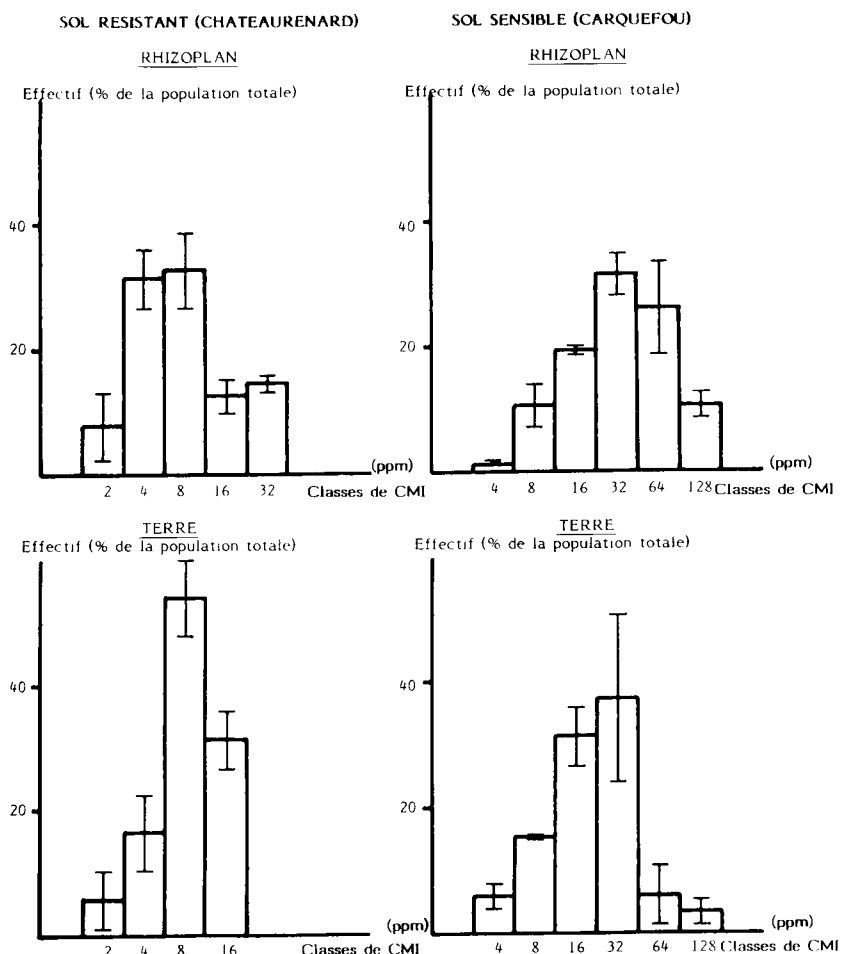


Figure 4

Distribution des populations de *Pseudomonas fluorescents* du rhizoplan et de la terre selon leur sensibilité à la 8-hydroxyquinoléine. (Même légende que figure 1).

Distribution of the fluorescent *Pseudomonas* populations from the rhizoplane and from the bulk soil depending on their sensitivity to 8-hydroxyquinoline. (Same legend as figure 1).

1986). Généralement, les travaux consacrés aux mécanismes de résistance des sols aux maladies considèrent la dynamique d'une souche particulière de *Pseudomonas* au niveau du sol ou de la rhizosphère (SCHER *et al.*, 1984 ; DUPLER & BAKER, 1984).

De nombreux travaux insistent sur le rôle déterminant de l'humidité et de l'aération du sol sur le développement de la microflore tellurique (GRIFFIN, 1969 ; COOK & BAKER, 1983). En ce qui concerne les *Pseudomonas*, DUPLER & BAKER (1984) montrent que la colonisation du sol est, pour une souche déterminée, plus importante pour de fortes humidités du sol et devient nulle au-delà de pH 2. Nos résultats n'indiquent aucune influence du potentiel hydrique sur la densité des populations bactériennes analysées. Cette stabilité apparente peut s'expliquer par la diversité des populations naturelles étudiées qui occulte les variations individuelles de certaines souches. D'ailleurs HOWIE *et al.* (1987) précisent que la sensibilité aux variations du potentiel hydrique d'une souche introduite est supérieure à celles des populations autochtones. De plus, il faut remarquer que le potentiel hydrique des sols est un facteur difficile à maintenir à une valeur déterminée, des variations importantes peuvent être enregistrées selon la méthodologie utilisée.

La comparaison quantitative des populations de *Pseudomonas* a été complétée par la détermination de leurs aptitudes respectives à se développer en milieu carencé en fer. Cette aptitude a été appréciée par l'emploi de concentrations croissantes de 8-hydroxyquinoléine, ligand ayant une forte affinité pour le fer. Dès 1936, DUGAY signalait l'action bactériostatique du sulfate double d'orthoxyquinoléine et de potassium. Mais la compréhension du mode d'action est plus récente (SOUSSY *et al.*, 1977). Il repose sur le pouvoir chélateur de cette molécule qui crée, dans le milieu, une carence en oligo-éléments indispensables à la croissance des microorganismes. L'intérêt d'employer la 8-hydroxyquinoléine pour sélectionner des *Pseudomonas* fluorescents stimulant la croissance des plantes a été démontrée par SCHIPPERS *et al.* (1986). Nous avons vérifié que l'inhibition de la croissance des souches de *Pseudomonas* en présence de 8-hydroxyquinoléine est effectivement due à la carence en fer. L'inhibition de croissance de 5 souches présentant des CMI de 4 à 64 ppm ne se manifeste pas en présence d'une forte concentration (128 ppm) du chélate Fer-8-hydroxyquinoléine. La détermination de la concentration minimum inhibitrice de 8-hydroxyquinoléine est donc bien un moyen

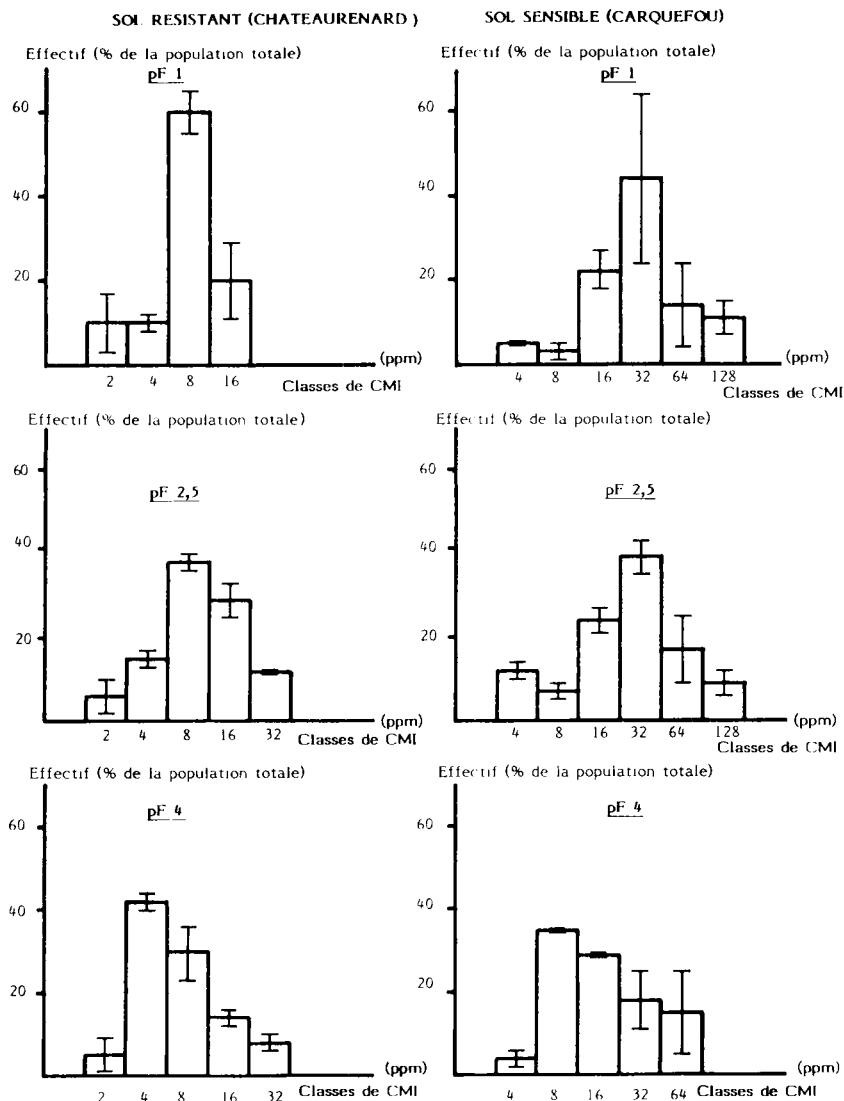


Figure 5

Distribution des populations de *Pseudomonas fluorescents* des sols maintenus à pF 1, pF 2,5, pF 4 selon leur sensibilité à la 8-hydroxyquinoléine. (Même légende que figure 1).

Distribution of the fluorescent *Pseudomonas* populations from the soils maintained at pF 1, pF 2.5, pF 4 depending on their sensitivity to the 8-hydroxyquinoline. (Same legend as figure 1).

d'apprécier l'aptitude des souches de *Pseudomonas* à se développer en milieu plus ou moins carencé en fer.

Les résultats obtenus s'interprètent d'ailleurs logiquement par rapport à la disponibilité en fer des sols. Plusieurs auteurs indiquent que la compétition pour le fer est plus intense dans la rhizosphère que dans le sol lui-même (SNEH *et al.*, 1984 ; BAKER *et al.*, 1986). Les résultats présentés figure 3 indiquent en effet que les populations de *Pseudomonas* isolées de la terre associée aux racines sont moins sensibles que celles du sol à l'inhibition induite par la 8-hydroxyquinoléine. Elles sont donc mieux adaptées à la compétition pour le fer.

L'aération du sol, qui détermine le potentiel redox, influence l'équilibre fer ferreux/fer ferrique (LINDSAY, 1974). A pF 4, la porosité est essentiellement occupée par l'air ; la disponibilité en fer ferrique est plus importante qu'à pF 1. Les *Pseudomonas* isolés du sol maintenu à pF 4 sont effectivement plus sensibles à la 8-hydroxyquinoléine que ceux isolés du sol maintenu à pF 1 ; ils sont donc moins aptes à la compétition pour le fer.

Ces diverses observations indiquent que ces résultats de laboratoire ont une réelle signification écologique. Dans ce cas, il est surprenant de constater que les populations de *Pseudomonas* isolées du sol résistant de Chateaurnaud sont globalement moins aptes à se développer en milieu carencé en fer que les populations isolées du sol sensible de Carquefou. Cette différence est manifeste quelles que soient les conditions expérimentales (pF 1, pF 2,5 et pF 4). Or, il a été démontré que la concentration en fer facilement extractible est, dans le sol de Chateaurnaud, 15 fois plus faible que dans le sol de Carquefou (LEMANCEAU *et al.*, 1988). Il ne semble donc pas exister de corrélation entre la faible disponibilité en fer des sols de Chateaurnaud et l'aptitude des souches de *Pseudomonas* à se développer en milieu carencé. La résistance de ces sols ne serait donc pas due à l'activité chélatrice du fer des *Pseudomonas* fluorescents.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de LOCKWOOD & SCHIPPERS (1984) montrant que dans les sols ayant un niveau de fongistase élevé, le premier facteur de sélection des microorganismes est la compétition

pour l'énergie et non pas la compétition pour le fer. Les sols de Chateaufort possèdent un niveau de fongistase élevé et la compétition pour le carbone y joue un rôle déterminant (ALABOUVETTE *et al.*, 1985).

On peut donc penser que la compétition pour le fer, comme celle pour le carbone, est liée à l'abondance et à l'activité de la biomasse microbienne.

REMERCIEMENTS

Nous remercions L. M. RIVIÈRE (ENITH - ANGERS) pour l'aide qu'il nous a apportée lors des mesures de potentiel hydrique et pour les nombreux conseils dont il nous a fait profiter.

Reçu le 5 mai 1987.

Accepté le 3 décembre 1987.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alabouvette C., Couteaudier Y., Louvet J., 1985. Recherches sur la résistance des sols aux maladies. XII. Activité respiratoire dans un sol résistant et un sol sensible aux fusarioses vasculaires enrichis en glucose. *Agronomie*, 5 (1), 69-72.
- Baker R., Elad Y., Sneh B., 1986. Physical, biological and host factors in iron competition in soils. 77-84. In : T. R. Swinburne "Iron, siderophores, and plant diseases". NATO Adv. Res. Workshop, U.K., Plenum Press New York and London.
- Cook R. J., Baker K. F., 1983. *The nature and practice of biological control of plant pathogens*. Am. Phytopathol. Soc., St Paul MN, USA, 539 p.
- Demange P., Wendenbaum S., Bateman A., Dell A., Meyer J. M., Abdallah M. A., 1986. Bacterial siderophores of pyoverdines and related compounds. 131-147. In : T. R. Swinburne "Iron, siderophores, and plant diseases". NATO Adv. Res. Workshop, U.K., Plenum Press New York and London.
- Dommergues Y., Mangenot F., 1970. *Ecologie microbienne du sol*. Masson et Cie, Editeurs, 796 p., 180 figures, 101 tableaux.
- Dugay M., 1936. *Le sulfate double d'orthoxyquinoléine et de potassium*. Thèse Doc. Médecine, Fac. Médecine, Paris, 136 p.
- Dupler M., Baker R., 1984. Survival of *Pseudomonas putida*, a biological control agent, in soil. *Phytopathology*, 74, 195-200.
- Elad Y., Baker R., 1985. The role of competition for iron and carbon in suppression of chlamydo-spore germination of *Fusarium* spp. by *Pseudomonas* spp., *Phytopathology*, 75, 1053-1059.
- Emery T., 1965. Isolation, characterization, and properties of fusarinine a hydroxamic acid derivative of ornithine. *Biochemistry*, 4, 1410-1417.
- Griffin D. M., 1969. Soil water in the ecology of fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 7, 289-310.
- Howie W. J., Cook R. J., Weller D. M., 1987. The effect of soil matric potential and cell motility on wheat root colonization by fluorescent pseudomonas suppressive to take-all. *Phytopathology*, 77, 286-292.
- King E. O., Ward M. K., Raney D. E., 1954. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescin. *J. Lab. Clin. Med.*, 44, 301-307.
- Lemanceau P., Samson R., 1983. Relation entre quelques caractéristiques *in vitro* de 10 *Pseudomonas* fluorescents et leur effet sur la croissance du haricot (*Phaseolus vulgaris*), 327-328. In : « Les antagonismes microbiens ». 24^e colloque S.F.P. Coll. I.N.R.A. n° 18. Ed. I.N.R.A. Publ., Versailles.
- Lemanceau P., Samson R., Rivière L. M., Alabouvette C., 1987. Effet de la 8-hydroxyquinoléine sur la croissance, *in vitro*, de populations telluriques de *Pseudomonas* fluorescents, 244-245. In : J. M. Legay « Biologie des populations ». Coll. Nat. CNRS. IASBE, Univ. Claude Bernard, Lyon I.
- Lemanceau P., Alabouvette C., Couteaudier Y., 1988. Recherches sur la résistance des sols aux maladies. XIV. Modification du niveau de réceptivité d'un sol résistant et d'un sol sensible aux fusarioses vasculaires en réponse à des apports de fer et de glucose. *Agronomie*, 8 (2), 155-162.
- Lindsay W. L., 1974. Role of chelation in micronutrient availability. 507-527. In : E. W. Corson "The plant root and its environment". University Press Virginia, Charlottesville, 691 p.
- Lockwood J. L., Schippers B., 1984. Evaluation of siderophores as a factor in soil myco-stasis. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 82 (4), 589-594.
- Loper J. E., Suslow T. V., Shroth M. N., 1984. Lognormal distribution of bacterial populations in the rhizosphere. *Phytopathology*, 74, 1454-1460.
- Meyer J. M., Abdallah M. A., 1978. The fluorescent pigment of *Pseudomonas fluorescens* : biosynthesis, purification and physicochemical properties. *J. gen. Microbiol.*, 107, 319-328.
- Meyer J. M., Halle F., Hohnadel O., Lemanceau P., Ratefiarivelo H., 1987. Siderophores of *Pseudomonas*. Biological properties, 189-205. In : D. Van Der Helm, J. Neilands, G. Winkelmann "Iron transport in microbes plants and animals". VCH Weinheim (sous presse).
- Olivier J. M., Guillaumes J., 1976. Etude écologique des composts de champignonnière. *Ann. Phytopathol.*, 8 (3), 283-301.
- Palleroni N. J., 1984. *Pseudomonas*, 141-199. In : R. E. Buchanan, N. E. Gibbons "Bergey's Manual of systematic bacteriology". Vol. 1, Williams, Wilkingseds, eds Baltimore.
- Samson R., Lemanceau P., Perrin R., Alabouvette C., 1987. Diversité des populations de *Pseudomonas fluorescens* et *putida* dans différents sols cultivés, 269. In : J. M. Legay « Biologie des populations ». Coll. Nat. CNRS. IASBE, Univ. Claude Bernard, Lyon I.
- Sands D. C., Rovira A. D., 1971. *Pseudomonas fluorescens*. Biotype G., the dominant fluorescent pseudomonad in South Australia soil. and wheat rhizospheres. *J. appl. Bacteriol.*, 34, 261-275.
- Scher F. M., Baker R., 1980. Mechanism of biological control in a *Fusarium*-suppressive soil. *Phytopathology*, 70, 412-417.
- Scher F. M., Baker R., 1982. Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens. *Phytopathology*, 72, 1567-1573.
- Scher F. M., Dupler M., Baker R., 1984. Effect of a synthetic iron chelate on population densities of *Fusarium oxysporum* and the biological agent *Pseudomonas putida* in soil. *Can. J. Microbiol.*, 30, 1271-1275.
- Schippers B., Geels F. P., Baker P. A. H. M., Baker A. W., Weisbeek P. J., Lugtengerg B., 1986. Methods of studying plant growth stimulating pseudomonads : problems and progress, 149-154. In : T. R. Swinburne "Iron, siderophores, and plant diseases". NATO Adv. Res. Workshop, U.K., Plenum Press New York and London.
- Sneh B., Dupler M., Elad Y., Baker R., 1984. Chlamydo-spore germination of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* as affected by fluorescent and lytic bacteria from a *Fusarium*-suppressive soil. *Phytopathology*, 74, 1115-1124.
- Sokal R. R., Rohlf J., 1969. *Biometry*, chap. 16, Ed. W. H. Freeman and Company.
- Soussy C. J., Thibault M., Kitzis M. D., 1977. Activité antibactérienne comparée de 6 quinolones. *Ann. Microbiol.*, 182B, 19-33.
- Teintze M., Hossain M. B., Barnes C. L., Leong J., Van Der Helm D., 1981. Structure of ferric pseudobactin, a siderophore from plant growth promoting *Pseudomonas*. *Biochemistry*, 20, 6446-6457.
- Xu G. W., Cross D. C., 1986. Field evaluations of the interactions among fluorescent pseudomonads, *Erwinia carotovora* and potato yields. *Phytopathology*, 76, 423-430.